

河川基金助成事業

「コイ目線の琵琶湖ドキュメンタリー：
動物搭載型ビデオを用いた琵琶湖流入河川の
河口域における在来魚類の生態観察」

助成番号：2018 - 5211 - 020

国立環境研究所 生物・生態系環境研究センター
特別研究員 吉田 誠

平成 30 年度

1. はじめに

日本最大の面積をもつ琵琶湖では、総延長約220キロメートルの湖岸に119本の一級河川が注いでいる。これらの河川の河口部には、河川上中流から流下した土砂が堆積してできた砂礫底が広がっている。また、河口部に堆積した土砂は、河川の出水や湖の波浪、あるいは湖流に運ばれて移動し、湖岸の砂浜を生み出すほか、沿岸に砂洲や浜堤を形成することで、その内側に琵琶湖と一部でのみ接続する「内湖」と呼ばれる浅い水域を生み出す。さらに、砂泥の供給される沿岸域や内湖の汀線には、ヨシなどの抽水植物が繁茂するヨシ帯も発達している。このように、流入河川の河口域およびその周辺水域には多様な地形がみられ、その各々が、魚類をはじめとする湖内の水生生物にさまざまな形で生息場を提供している。

琵琶湖流入河川の河口域およびその周辺水域についてはこれまで、おもに魚類の繁殖場としてその重要性が認識されてきた。琵琶湖に生息する魚類は、たとえ沖合にわずかであっても、その生活史の一部で沿岸域（内湖を含む）または河川に來遊し、それらを繁殖・成育の場として利用することが知られている¹⁾。たとえば、水産上の重要種であるアユ（コアユ）やビワマスをはじめ、ハスやウグイ、ニゴイ、オイカワなど多くの種が河口部の砂礫底を主な産卵場とする。また、同じく水産上重要なニゴロブナやホンモロコ、琵琶湖に固有で保全上重要なゲンゴロウブナなど多くのコイ科魚類は、産卵期になると沿岸域のヨシ帯や内湖に來遊し、一部は河川や水路を通じて内陸まで遡上する。こうした繁殖期には、限られた期間に多くの魚が人目につきやすい岸近くの水域に集まるため、これまで多くの観察・研究がなされてきた。また、水産上重要な魚種における繁殖の成否は資源量の増減に直結することから、人工ヨシ帯の造成や土砂供給といった繁殖場の保全・再生の取り組みも進められてきている。いっぽう、魚類の成育場としての河口域や周辺水域の重要性は、観察の必要とされる時空間的スケールが産卵期・繁殖場と比べて広く、困難であることから、ほぼ未解明のままである。

琵琶湖に生息するコイ *Cyprinus carpio* は、他のコイ科魚類と同様、湖岸のヨシ帯を主な産卵場とする。琵琶湖産コイのうち、近年発見された日本在来系統のコイ集団は、産卵期以外の時期を水深20メートル以深の琵琶湖深層で暮らすとされる²⁾。ところが、動物搭載型の行動・映像記録計を用いて2015年より進められているバイオロギング研究により、在来コイ1個体が秋に水深10メートル以浅の浅場で採餌する様子が観察された（吉田ほか（2017）日本魚類学会年会）。記録計で得られた水中映像には、一方向に水の流れのある砂地が映し出されていたことから、この在来コイの採餌場所は琵琶湖流入河川の河口域にあると推察された。また、コイ目線の映像を通じてニゴイやゲンゴロウブナなど多くの在来魚類の姿も同所的に確認され、河口域が在来魚の生息地として重要であると予想された。そこで本研究では、1) 在来コイの秋～冬季における河口域および周辺水域の利用状況の把握、2) 沿岸域における在来コイの採餌生態の解明、および 3) 他魚種も含めた在来魚類の生態観察を目的として、動物搭載型の行動・映像記録計および超音波発信器を用いた在来コイの行動調査をおこなった。

2. 琵琶湖におけるコイの行動調査の概要

2.1 調査水域

本研究で対象とした水域は、琵琶湖北湖の北東部に流入する4本の一級河川（北から順に余呉川、丁野木川、田川、姉川）の河口域およびその周辺水域である（図1.1）。これら4河川の流れる湖北平野は、伊吹山系より西に流れる姉川の上中流から運ばれた土砂が堆積してできた扇状地と、姉川に北から合流する高時川の下流に広がる氾濫原からなり、その湖岸線は砂ないし砂泥の底質にヨシなどの抽水植物が繁茂する植生湖岸に分類される。詳しくみると、対象水域の北部にあたる余呉川河口の周辺には琵琶湖内でも有数の自然ヨシ帯が発達する一方、中央部の丁野木川河口およびその周辺は近年造成された人工ヨシ帯となっている。対象水域の南部に位置する田川の河口域からは湖岸の植生がまばらになり、姉川の河口域に広がる三角洲にかけて砂浜へと変わっていく。汀線より湖側をみると、沿岸域には河川からの土砂が堆積した遠浅の砂地ないし砂泥地が広がっており、水中には沈水植物が繁茂する。ところどころに砂州や小島が発達し、その内側には波浪や湖流の影響をあまり受けない水域が広がる。これらの水域は、土砂の堆積とともに内湖が形成される途上にあるものと捉えられる。以上のように、調査水域の湖岸線には自然ヨシ帯、人工ヨシ帯、砂浜と複数タイプの湖岸がみられ、水中をみても、河川の流入する河口域の砂礫帯から、沈水植物の繁茂する沿岸域、琵琶湖本湖から仕切られた内湖に近い様相を呈するおだやかな水域（＝内湖様水域）までさまざまな環境が存在していた。

2.2 行動調査に供したコイ

本研究では、琵琶湖で採捕した野生のコイ6個体に動物搭載型の機器をとりつけて湖内に再度放流する、野外での行動調査をおこなった。供試個体には、2018年4月～6月に丁野木川の河口域周辺で漁業者によって採捕され、尾上港内の生簀にてその年の秋まで蓄養されたコイを用いた。

琵琶湖産のコイには、日本在来コイと大陸導入コイの2系統が存在することが知られ、両者は体型ならびに、核およびミトコンドリアDNAの塩基配列によって区別される³⁾⁴⁾⁵⁾。供試個体の選定にあたってはまず、蓄養している生簀内のコイをとりあげ、外見によって在来コイまたは導入コイと明瞭に判別できる個体を選別した⁵⁾。次に、それらの個体の尻びれ先端部の組織片（2ミリ角程度）を採取してDNA解析用のサンプルとし、ミトコンドリアDNAのハプロタイプ³⁾および、核DNAの中立マーカー⁴⁾を用いて系統判別をおこなった。なお、こんにちでは純粋な在来系統、導入系統は稀にしか出現せず、野生個体のほとんどは両者の交雑個体である。そのため本研究では、上記の複数の手法による系統判別の結果を総合し、とりあげた個体を在来タイプおよび導入タイプの2つに区分してそれぞれの系統の個体とみなした。

以上の過程を経て、在来タイプ4個体および導入タイプ2個体のコイを野外での行動調査に供した。供試個体の標準体長は44.4-54.8センチメートル、体重は1.18-3.74キログラムであり、外見による雌雄判別は困難なため性別は不明であった。放流は2018年11月16日、同12月4日および16日に計3回、1回あたり2個体ずつおこなった。なお、当初計画では在来コイを6個体使用する予定であったが、2018年の夏は例年になく猛暑日が続き、それ

に伴う湖水の高温化の影響で、生簀内で蓄養していた在来コイが大量に斃死した。そのため、放流実験をおこなう11月時点で生き残っていた在来タイプ4個体に加え、導入タイプ2個体を実験に供している。

2.3 野外における行動調査

本研究では、コイに2種類の動物搭載型機器を装着し、湖内での移動の長期追跡と、詳細な行動・映像記録の取得を試みた。湖内での移動追跡には、コイの体内に超音波発振器を埋め込み、そこから出される信号を沿岸の水中に設置した超音波受信機で検出する、音響テレメトリ手法を用いた。詳細な行動・映像記録の取得には、小型の行動・映像記録計をコイの背中に装着し、自動切離し装置および電波発信機を併用して記録計のみを回収するバイオロギング手法を用いた。

2.3.1 機器の装着および放流

供試個体の野外放流は、(1)生簀からの取り上げと麻酔、(2)形態計測、(3)超音波発振器の埋め込み、(4)行動・映像記録計のとりつけ、(5)麻酔下からの復帰および放流、の手順でおこなった。以下、詳細を述べる。

(1) 取り上げと麻酔

漁港内の網生簀にて蓄養されているコイをタモ網ですくい上げ、麻酔液（0.04%に希釈した2-フェノキシエタノール水溶液）約30リットルを張った容器内にコイを移して15分～20分間静置した。コイが平衡感覚を失い、正常な姿勢を保てず横倒しになった段階で麻酔がかかったと判定し、以降の手順に進んだ。なお、この後の作業途中にコイが麻酔から醒め、体をくねらせる、尾びれを動かす等の動きを見せはじめた時は随時、麻酔液中に戻して2-3分静置し、再度麻酔をかけてから作業に戻った。

(2) 形態計測

深さ10センチメートルほどに水を張った平たい容器にコイを移し、頭を左、尾を右にした向きで写真を撮影したのち、折り尺をあててコイの全長および標準体長を1ミリメートル単位で読み取った。その後、コイをプラスチック製の浅いカゴに乗せて電子台ばかりで計量した。

(3) 超音波発振器の埋め込み

計量後、平たい容器に戻したコイを腹が上に向くよう保定し、総排泄孔から頭側に約3センチメートルの場所からメスを入れ、頭方向に向かって約4センチメートル切開した。開いた切れ目から腹腔内に超音波発振器（V13-1H; Vemco社製）を挿入したのち、切開した部位を生分解性の縫合糸で4-5針縫い合わせた。埋め込み成功後、コイの体側、背びれ基部の中央から2-3センチ下あたりに個体識別用の標識タグを装着した。

(4) 行動・映像記録計の装着

コイを背中が上に向くよう保定し、手術用の湾曲刀を用いて、背びれ基部の前端から

頭側および下方に数センチメートルの位置に、体の両側を貫通するスリット状の穴（幅6ミリメートル、薄さ1ミリメートル）を開けた。その穴にプラスチック製のケーブルタイ（結束バンド）を通し、行動記録計および映像記録計をとりつけた浮力体パッケージ（詳細は後述）の周りをケーブルタイでぐるりと巻くようにして、反対側を自動切離しバンドと接続することにより、浮力体パッケージをコイの背中に固定した（図2.1A）。

浮力体パッケージは、発泡樹脂をこぶし大に削り出して流線型になるよう整形した浮力材を土台としている。これに行動記録計（ORI400-D3GT；リトルレオナルド社製）および映像記録計（DVL200LまたはDVL400M130-2W/R；リトルレオナルド社製）、VHF電波発信器（MM-130B；ATS社製）、自動切離しタイマー（RT4；リトルレオナルド社製）の4点をはめ込んで一体化させ、1つのパッケージとした。浮力体パッケージは、全体でわずかな正の浮力をもつように設計している。そのため、コイの背中から切り離された浮力体パッケージはゆっくりと水面に向かって浮上し、VHF電波発信器のアンテナ部分を水面から上に出した状態で安定する。

(5) 麻酔下からの復帰と放流

超音波発信器の挿入（手順(3)）および行動・映像記録計の装着（手順(4)）を終えたコイを新鮮な湖水を張った容器に移して10-20分間静置し、麻酔下から復帰させた（図2.1B）。背中を上にして正立した姿勢を保ち、えらぶたの開閉および尾びれの動きも平常に戻っていることを確認したのち、コイを容器ごと船に運び入れ、放流地点へと移送した。放流地点の丁野木川河口への到着後、コイの入った容器を船べりから一度水面におろし、容器を静かに傾けてコイが湖内に泳ぎだすのを待った（図2.1D）。その後、水中に泳ぎだしたコイの姿を目視で追いかけて、遊泳姿勢や尾びれの振りが異常であったり、コイが泳ぎを止めて水面に浮かんできたりしないかを確認して、放流完了とした。

2.3.2 設置型超音波受信機によるコイの来遊検出（テレメトリ調査）

湖内に放流したコイの体内に挿入した超音波発信器からは、個体IDを識別可能な超音波信号がおよそ一定の時間間隔（90-120秒の間でランダムに変化する周期）で発せられる。この信号を、調査水域の湖岸沿いに設置した7台の超音波受信機（VR2W；Vemco社製）により検出・記録した。超音波受信機の設置場所は、北から順に延勝寺（St.3）、海老江（St.4）、旧早崎内湖北（St.5）、丁野木川河口（St.6）、旧早崎内湖南（St.7）、モロコ川河口（St.8）、田川河口南（St.9）の7地点とした（図1.1）。各設置地点間の距離は500-750メートルであった。超音波受信機は汀線から3-10メートル離れた水深50-80センチメートルの位置に沈めて設置した。各受信機の受信可能範囲は半径300-400メートルで、隣り合う受信機同士でわずかに受信範囲が重なる配置とした。

各受信機に記録されたコイの接近情報を取得するために、水中に設置した受信機を定期的に引き上げ、内部に蓄積されたデータをPCに取り込んだ。調査期間中の最後のデータ回収は2019年3月4日におこなった。

2.3.3 行動・映像記録計の回収（バイオロギング調査）

湖内に放流したコイの背中に装着した行動・映像記録計は、放流から一定時間（72-96

時間のあいだで事前に設定した値)が経過すると、自動切離しタイマーおよび自動切離しバンドが作動して魚体から切り離され、浮力体パッケージごと水面に浮上する。浮力体パッケージの回収にあたっては、VHF電波受信機および八木アンテナを使用して、パッケージにとりつけたVHF電波発信機から発せられるシグナルを湖岸にて探索した(図2.1D)。シグナルの受信強度および方角をもとに、琵琶湖内のどの辺りにパッケージが浮いているかを推定し、船で浮上推定地点の近くまで移動したのち、最後は目視で見つけて回収した(図2.1E)。回収した浮力体パッケージから行動記録計と映像記録計をそれぞれ取り外して、内部に蓄積されたデータをPCに取り込んだ。

3. 琵琶湖流入河川の河口域および周辺水域におけるコイの生息地利用

3.1 テレメトリ調査の結果の概要

最初にコイを放流した2018年11月16日から、最後に受信機の引き上げ・データ取り込みをおこなった2019年3月4日まで、合計109日間の受信データを収集した。供試個体から発せられた信号の総検出数は83,139回で、設置した7地点の受信機全てにおいて1回以上の検出機会があった。放流した6個体全てが、いずれかの受信機において1回以上検出された。個体別の検出回数で見ると、検出回数が最も多かったのは個体K1805で合計40,028回、最も少なかったのは個体K1803で合計1,069回であった。個体の検出期間(ある個体から発せられた信号がいずれかの受信機に初めて検出された日から、最後に検出された日まで)は、最長が個体K1804の81日間(2018年12月14日に放流、最終検出日は2019年3月4日)、最短が個体K1803の7日間(2018年12月4日に放流、最終検出日は2018年12月11日)であった。検出地点数が多かったのは個体K1804で、全7地点で1回以上検出された。これに対し、個体K1801は7地点中2地点でのみ検出された。

3.1.1 調査期間内における各個体の検出状況

以下では、各地点に設置した受信機での検出の有無を個体ごとに整理した(すべての個体について、詳細は図3.1を参照)。

(1) 個体K1801

検出期間：2018年11月16日～2019年1月19日

放流地点の丁野木川河口(St.6)およびその北側1地点(旧早崎内湖北、St.5)の合計2地点のみで検出された。この個体が最後に検出されたのは放流から75日後の2019年1月19日、放流地点の丁野木川河口においてであった。受信期間中、約1ヶ月の間いずれの地点でも検出されない期間があった。これは、その前後で検出のあった丁野木川河口付近から、沿岸を離れて沖の方向へ移動していたものと推察された。

(2) 個体K1802

検出期間：2018年11月16日～2019年2月11日

放流地点の丁野木川河口(St.6)およびその北側3地点の合計4地点で検出された。最後の検出は放流から88日後の2019年2月11日、丁野木川河口(St.6)においてであった。

この個体は、放流から2日後には放流地点より北側の海老江（St. 4）および延勝寺（St. 3）で頻繁に検出され、その後2018年12月末までこれらの地点周辺に滞在していたと考えられた。その後、放流地点付近（St. 6）で10日間ほど検出が続いたのち、2019年1月X日には再び海老江（St. 4）および延勝寺（St. 3）にて検出された。約1週間いずれの地点でも検出されない期間を経て、2019年1月X日に再度、放流地点の丁野木川河口（St. 6）および旧早崎内湖北（St. 5）で検出された。その後はこれら2地点で間欠的に検出があり、数日～1週間の間隔で沿岸域への来遊と沖への移動を繰り返したと考えられた。

(3) 個体K1803

検出期間：2018年12月4日～2018年12月11日

放流地点とその北側1地点、および南側3地点の合計5地点で検出された。放流後3日間は放流地点付近の丁野木川河口（St. 6）および旧早崎内湖北（St. 5）での検出が続いたが、その後検出地点が南へと移り、放流から7日後の2018年12月11日に最も南の地点、田川河口南（St. 9）で検出されたのが最後であった。この個体は放流地点から沿岸域を南下し、姉川河口域の方面、あるいは田川河口から沖の方へと移動したものと推察された。

(4) 個体K1804

検出期間：2018年12月4日～2019年3月4日

受信機を設置した7地点すべてで検出された。放流後3日間で丁野木川河口（St. 6）から北へと検出地点が移り、最も北の延勝寺（St. 3）での検出後、約2週間いずれの地点でも検出されない期間があった。2018年12月20日に最も南の田川河口南（St. 9）で再び検出され、その後は約1ヶ月半のあいだ、1つ北の地点、モロコ川河口（St. 8）にて数日～1週間の間隔で間欠的に検出された。2019年2月4日を境に検出地点が北へと移っていき、2月13日以降は最も北に位置する延勝寺（St. 3）で継続的に検出された。

(5) 個体K1805

検出期間：2018年12月14日～2019年3月2日

放流地点とその南側1地点、および北側3地点の合計5地点で検出された。放流後の3日間で検出地点が移り変わり、丁野木川河口（St. 6）から1つ南の旧早崎内湖南（St. 7）、再び丁野木川河口（St. 6）を経て、北側の旧早崎内湖北（St. 5）および海老江（St. 4）へと移動したと考えられた。放流後4日目の2018年12月17日以降は海老江（St. 4）で継続的に検出があり、2019年2月以降は海老江（St. 4）とその1つ北の延勝寺（St. 3）の2地点で断続的に検出されたことから、これら2地点の周辺水域に滞在していたものと推察された。

(6) 個体K1806

検出期間：2018年12月14日～2019年2月25日

放流地点とその北側3地点の合計4地点で検出された。放流後の3日間は放流地点の丁野木川河口（St. 6）および1つ北の旧早崎内湖北（St. 5）で検出され、4日のあいだを空けて放流後1週間たった2018年12月21日以降、海老江（St. 4）で継続的に検出された。この期

間には、海老江に隣接する2地点、旧早崎内湖北（St. 5）および延勝寺（St. 3）でも時折少数の検出が確認されたことから、海老江（St. 4）を中心とする3地点の周辺水域に滞在していたものと推察された。この個体は2019年2月25日に海老江（St. 4）で検出されたのを最後に、その後はいずれの地点でも検出されなかったことから、沿岸域を離れて沖の方へ移動したものと考えられた。

3.1.2 検出データから推察される放流個体の移動パターン

放流した6個体の検出地点の移り変わり（前項3.1.1参照）を整理すると、大きく3つの行動パターン：（1）特定地点およびその周辺水域での滞在、（2）沿岸域での南北移動、（3）沿岸域と沖合の行き来、が確認された。

（1）特定の地点周辺での滞在

放流した6個体中、個体K1803を除く5個体で、特定の地点周辺にしばらく留まる様子が観察された（図3.1）。5個体中4個体は海老江（St. 4）、残り1個体は放流地点の丁野木川河口（St. 6）で1ヶ月以上継続的に検出され、とくに個体K1805および個体K1806はどちらも、2018年12月後半から2019年2月後半まで2ヶ月間にわたり海老江（St. 4）に滞在していた。海老江（St. 4）周辺は砂洲や小島により本湖と部分的に仕切られた内湖様水域となっており、湖岸には発達した自然ヨシ帯が、水中には沈水植物群落が広がっている。波浪や湖流の影響をあまり受けないこうしたおだやかな水域が、冬季のコイの生息に適した場所であった可能性が高い。

（2）沿岸域での南北移動

放流した6個体中、個体K1801を除く5個体で、検出された地点が南北に移り変わる様子がみられた（図3.1）。このうち2個体（K1803, K1804）は放流後わずか数日で、放流地点の丁野木川河口（St. 6）から、最も北（St. 3）ないし南（St. 6）の地点まで移動し、その後しばらくいずれの地点でも検出されない期間があった。残る3個体はいずれも、放流地点（St. 6）から、約1キロメートル北にある海老江（St. 4）周辺に移動していた。どちらの移動も、コイが機器装着および放流によるストレス状態から回復した後（通常、数時間～24時間とされる）、生息に適した場所を探して沿岸域を移動したものと考えられた。

上記とは別に、しばらくの間ある地点の周辺に滞在していた2個体（K1802, K1804）が、ふたたび沿岸域を移動した例もみられた（図3.1）。個体K1802は12月に内湖様水域の海老江（St. 4）から丁野木川河口（St. 6）へ、個体K1804では2月にモロコ川河口（St. 8）から丁野木川河口（St. 6）を経て内湖様水域の海老江（St. 4）まで移動していた。両者とも、留まっていた地点とは異なる環境へと移動しており、沿岸域でみられるコイの季節的移動の一部を捉えていた可能性がある。

（3）沿岸域と沖合の行き来

放流した6個体中3個体（K1801, K1802, K1804）では、1地点でしばらく検出が続いたあと、数日～1週間の間いずれの受信機でも検出がなく、再び元の地点で検出され始めるという間欠的な受信パターンがみられた（図3.1）。受信範囲が重なるよう設置された隣

接の受信機でも検出がなかったことから、これらの個体はある地点から岸沿いではなく、沖の方向へ移動し、再び沖から岸に向かって戻ってきたと考えられた。間欠的に来遊の検出された地点は、個体K1801およびK1802が丁野木川河口（St.6）、個体K1804はモロコ川河口（St.8）であり、間欠的な来遊があったのはおおむね12月中旬から2月上旬にかけての期間だった。

3.2 秋～冬季の琵琶湖北東部沿岸域におけるコイの生息地利用

前節 3.1 で整理したテレメトリ調査の結果から、コイは秋～冬季にかけて、琵琶湖の沿岸域でみられるさまざまな生息地の間で、移動と滞在を繰り返していることが確認された（図 3.2）。

調査水域の中では、内湖様のおだやかな水域が広がる海老江（St.4）周辺で、放流個体の滞在期間が総じて最も長かった。とくに、約1キロメートル南の丁野木川河口（St.6）で放流した6個体のうち4個体が、沿岸域を北上して海老江まで移動し、その後1ヶ月以上にわたり滞在していたことは特筆に値する。

内湖様水域と並んで、流入河川の河口域も、放流した6個体中3個体で長期間にわたる検出が確認された。ただし、どの個体も継続的な検出ではなく、数日～1週間の間隔で間欠的に検出があるのみだったため、河口域とその沖合の水域を定期的に行き来しているものと考えられた。

上述した内湖様水域および河口域はともに、12月から2月にかけて別々の個体に利用されており、同じ時期でも個体によって主に利用する生息場の種類やその利用の仕方は多様であると示唆される。

4. 沿岸域における秋～冬季のコイの採餌生態および他生物とのかかわり

4.1 バイオロギング調査の結果の概要

コイに装着した行動・映像記録計の回収にすべて成功し、コイ6個体から行動データ（滞在深度、経験水温、遊泳強度）26-100時間および水中映像5-12時間を取得した。水中映像のうち日の出直後および日没前後の時間帯に撮影されたものは映像が暗く不鮮明だったため、十分な光量の下で撮影された映像（5-11時間）のある部分のみを解析した。

4.2 テレメトリデータおよび行動・映像記録から推定した各個体の滞在場所

水中映像の得られた時間帯について、各個体の滞在場所（水中映像の記録された水域）を、(1)沿岸域に設置した各受信機における個体の検出の有無、(2)映像から読みとれるその場の底質や植生、(3)行動記録計で得られた滞在深度データを総合して推定した。

放流した6個体のうち4個体（K1803, K1804, K1805, K1806）では、水中映像の撮影期間に1回以上、設置型受信機での検出があった。このうち2個体（K1803, K1805）は丁野木川河口（St.6）で検出され、河口域に広がる砂地あるいは沈水植物の茂る砂泥地に滞在していたと判断された。別の1個体（K1804）は、旧早崎内湖北（St.5）および延勝寺（St.3）と距離の離れた2地点で別々の時間帯に検出されており、前者から後者へ、岸から数百メートル以上離れたやや沖合（両地点のあいだに位置する海老江（St.4）の受信機の受信範

圏外)を經由して移動したと推察された。残る1個体(K1806)は旧早崎内湖北(St.5)での検出が確認され、かつ11時間の撮影期間を通じて、湖底から水面に向かい直立するエリの支柱が映っていたことから、同地点の受信範囲内に設置されたエリ周辺に滞在していたと判断された。

設置型受信機での検出がなかった2個体(K1801, K1802)はいずれも、撮影と同日(かつ撮影時間帯の直前・直後)にそれぞれ同一地点での検出があり、個体K1801は丁野木川河口(St.6)、個体K1802は海老江(St.4)に設置した受信機の受信範囲に隣接する水域に滞在していたものと考えられた。映像からは、沈水植物の繁茂する砂地ないし砂泥地を遊泳する様子が観察され、その時の滞在深度から判断した湖底の水深は6-10メートルであったことから、受信機の受信範囲の外縁部にあたる水域と推測された。

4.3 コイの採餌行動と周辺環境

得られた水中映像では、放流した6個体すべてが湖底すれすれを低速で泳ぎながらエサを探索の様子が観察された。以下では、見つけたエサに対する摂餌行動および、エサ探索時の周辺環境について整理する。

4.3.1 摂餌行動

過去のバイオロギング調査では、琵琶湖のコイの摂餌行動には3パターン(底砂・底泥の濾し取り、巻貝類のついばみ、底砂に潜む小動物の追跡捕食)があると報告されているが(吉田ほか(2017)日本魚類学会大会)、今回得られた映像では、そのうち1つめの、底砂・底泥を掘り返して口に含み、えらで濾し取る行動のみが観察された。

4.3.2 エサ探索時の周辺環境

水中映像から、エサ探索時(湖底直上を低速で遊泳している間)の底質およびその場の植生を判別し、次に述べる7タイプに分けて集計した。すなわち、(1)砂礫底、(2)砂底、(3)砂泥底、(4)植生のある砂底、(5)植生のある砂泥底、(6)植生の密集した群落、(7)岩、の7つである。なお、「(4)植生のある砂底・砂泥底」と「(6)植生の密集した群落」については、映像に映る沈水植物の密集度合を定性的に判断した。また、「(7)岩」については、水中に没した大きな岩の表面に沿ってゆっくり泳ぎ、岩表面の堆積物・付着物を吸い込むような行動がみられたため便宜的に加えた。以上をふまえ、エサ探索時間の合計および、エサ探索時間に占める上記7タイプの内訳を個体別に整理した。

エサ探索の合計時間には大きな個体差があり、最長で約3時間20分(個体K1802, 映像記録10時間)、最短で13秒(個体K1806, 映像記録11時間)となった(図4.1)。エサ探索時間の合計が5分以上あった5個体(K1806以外)で見ると、最もエサ探索の多かった環境は「(2)砂底」となり、次いで「(4)植生のある砂底」「(5)植生のある砂泥底」の順であった(図4.2)。これら7つのうち「植生あり」の3タイプ(4,5,6)が各個体のエサ探索時間全体に占める割合は、最も高かった個体K1803で81%、最も低かった個体K1805で18%となった(図4.3)。

4.4 水中映像で確認された生物

映像記録計により得られた水中映像を通じて、少なくとも9種の魚類が観察された。魚類以外には、潜水して泳ぎながら餌を探す鳥類と、湖底付近で活動する小型の甲殻類が確認された(図4.4)。

4.4.1 魚類

魚類について出現数の多かった順に並べると以下の通り：コイ *Cyprinus carpio*、ニゴイ *Hemibarbus barbus*、ギンブナ *Carassius buergeri langsdorfii*、ヨシノボリ属の1種 *Rhinogobius sp.*、ゲンゴロウブナ *Carassius cuvieri*、ナマズ属の1種 *Silurus sp.*、オオクチバス *Micropterus salmoides*、ウキゴリ属の1種 *Gymnogobius sp.*、ブルーギル *Lepomis macrochirus*。この9種の中で、コイとニゴイは放流した6個体すべての映像で確認され、ギンブナとナマズ属の1種は放流した6個体中5個体、ゲンゴロウブナは6個体中3個体で確認された。以下では、各魚種それぞれにつき、水中映像で観察された状況やその時みられた行動について整理する。

(1) コイ *Cyprinus carpio*

放流個体から得られた映像中では本種、すなわち同種他個体が最も多く確認され、他魚種と比べてその頻度も格段に高かった。個体K1801を除く5個体では出現回数が100回を超えており、6個体合計で1322回に及んだ。放流個体との遭遇時に明瞭な反応を示すこともあり、(数秒間以上継続した遊泳を伴う)接近、相手の進行方向にあわせた方向転換、一方の個体の追尾、体の一部の接触、といった行動が観察された。(詳細は4.5.1節で後述)

(2) ニゴイ *Hemibarbus barbus*

放流した6個体すべてから得られた映像に本種が記録され、出現回数も計83回と非常に多かった。本種は基本的に単独ないし2-6尾の小グループで湖底直上を遊泳しており、ときおり砂底をつついたり掘ったりして底砂中の小動物を捕食する様子が観察された。映像中で、放流個体以外のコイと同時に映り込むこともあったことから、本種の生息地はコイのそれと重複していると考えられる。しかし、両種で摂餌行動が若干異なっており、個体同士でも互いに明瞭な反応(追尾や追い払い等)を示さなかったため、あくまで類似の生息環境を好む結果として、両種が同所的に出現しやすいものと考えられる。

(3) ギンブナ *Carassius buergeri langsdorfii*

放流した6個体中5個体から得られた映像に計27回映っていた。放流個体との遭遇時の様子には大きく2通りあり、中層を2~数尾の小グループで遊泳している場合と、単独~数尾の小グループで湖底をつつくようにして摂餌している場合があった。

(4) ヨシノボリ属の1種 *Rhinogobius sp.*

放流した6個体中3個体から得られた映像に計14回映っていた。出現場所は基本的に砂底で、複数個体が同時に映ることもあった。砂底に着底してしばらく静止し、尾びれを

一振りして少し進んで再び静止する、という特徴的な動作を繰り返すため、放流（撮影）個体が砂底で休息している時に長時間にわたって映像に映り込む例が多かった。体サイズが小さく十分な解像度が得られなかったため、映像のみでの種判別は困難ではあるが、琵琶湖の湖内（深度5メートル以深）に出現していたことから、ビワヨシノボリ *Rhinogobius biwaensis* の可能性が高いと考えられた。

(5) ゲンゴロウブナ *Carassius cuvieri*

放流した6個体中3個体から得られた映像に計8回映っていた。いずれの場合も、コイが表層から中層を遊泳している最中に、本種の群れと遭遇する様子が確認された。群れの個体が泳ぐ速度はその時ごとにまちまちであったが、どの個体も口を規則的に開閉させており、植物プランクトンを濾し取って採餌していたと考えられた。

なお、映像中でのゲンゴロウブナの出現深度は概して浅く（深度2-8メートル）、明るい条件で撮影されていたため、本種の特徴：体側に走る5条の縦じま、体高のある体型、吻端より低い位置に目がつくこと、等が明瞭に観察された。

(6) ナマズ属の1種 *Silurus sp.*

放流した6個体中5個体から得られた映像に計8回、ナマズ属の魚が映っていた。出現時の周囲の環境と行動はさまざまで、砂底付近を遊泳（4回）、沈水植物の群落の上方を遊泳（3回）、あるいは沈水植物の茂る砂底で頭を下にした状態で体をくねらせる（1回）、といった様子が観察された。琵琶湖には3種のナマズ属魚類（ナマズ、イワトコナマズ、ビワコオオナマズ）が分布しているが、映像からどの種かを判別することはできなかった。

(7) オオクチバス *Micropterus salmoides*

全映像記録を通じて5回出現した。うち4回は、個体K1806の滞在していたエリ周辺の中層を遊泳する様子が映っていた。残る1回は、個体K1801が沈水植物の繁茂する砂底付近で休息している時に、オオクチバスの口先だけが映像に映り込んでおり、休息するコイの背中にある赤色の浮力体パッケージに近づいたものと推測された。

(8) ウキゴリ属の1種 *Gymnogobius sp.*

全映像記録を通じて2回出現した。どちらも、沈水植物の繁茂する砂底付近で茂みの中から現れ、底を離れた状態で小刻みに泳ぎながら、湖底で休息する個体K1804の正面から泳ぎ去った。常に湖底を離れて泳ぐことからウキゴリ属と判断したが、琵琶湖に分布する2種（ウキゴリ・イサザ）のどちらかは判別できなかった。

(9) ブルーギル *Lepomis macrochirus*

全映像記録を通じて1回だけ出現した。沈水植物の繁茂する群落のやや上方に現れ、胸びれを小刻みに動かしてホバリング（前後に動かず同じ深度を保つ）しながら、湖底で休息する個体K1801に徐々に近づいてくる様子が撮影された。体と各ひれの大きさの比率から、未成魚（幼魚）であると考えられた。

4.4.2 鳥類

放流したコイ 6 個体のうち 4 個体の撮影した映像中に、水中を泳ぐ鳥類の姿が計 5 回確認された。遊泳速度が速く映像に映る時間が短いこと、距離の遠さゆえ姿が不鮮明なこと等から詳細な種判別は困難であったが、翼をたたみ両足を動かして泳ぐ様子から、潜水性カモ類であると推測された（図 4.4）。

4.4.3 甲殻類

個体 K1802 の撮影した映像中に、スジエビ属の 1 種とみられる小型の甲殻類が計 28 回観察された。体色が透明で、かつ映像の解像度も高くなかったため詳細な種判別は困難であったが、湖底で休息するコイの目の前で湖底を歩き回る、湖底を少し離れて遊泳する等の様子が観察された。

4.5 コイと他の生物のかかわり

水中映像で確認された 9 魚種のうち、放流個体と明確な相互作用（接近、方向転換、追尾、接触）をみせたのは同種のコイのみであった。残る 8 種のうちニゴイおよびフナ類は映像での出現頻度が高く、また明瞭ではないものの、放流個体が若干の反応を示す様子も見てとれた。以下では、これら 3 魚種について詳細を述べる。

4.5.1 同種他個体との同所的採餌

映像中には、同種他個体、すなわち放流個体とは別のコイが湖底付近で頭を下にした姿勢をとり、砂煙をあげながら摂餌する様子が頻繁にみられた。このとき、放流個体が摂餌個体に向かって一直線に接近していく行動がときおり観察された（図 4.5）。さらに、接近した 2 個体がそのまま接触するほど近づいて同所的に摂餌を続けたり、摂餌個体が摂餌を中断して泳ぎ始めても放流個体がそれを追尾したり、といった行動も確認された（図 4.5）。通常単独で採餌するコイが、同種他個体の居場所に近寄って同所的に採餌を試みるこうした一連の行動は「社会的採餌」と呼ばれ、エサの分布状況によっては、自身のみでエサを探すよりも摂餌効率の高まることが知られている⁶⁾。琵琶湖の沿岸域でエサを探すコイは、他個体の摂餌行動が視認しやすい砂底・砂泥底の環境に対応してこうした採餌方法を選択している可能性もある。

4.5.2 同所的に出現するニゴイとの関係

放流個体が湖底付近でニゴイに遭遇した際、ニゴイの泳ぎ去る方向に向かってわずかに向きを変える様子が少数観察された。しかし、同種のコイと遭遇したときのように、出会った対象を自身の正面に捉え続けるような行動はみられなかったため、明瞭な相互作用は無かったものと考えられた

関連して、中層を遊泳するコイの群れにおいて、ニゴイが混泳している様子が 1 例だけ観察された。なお、取得した映像だけではその時の群れ全体の規模や、群れの種構成（とくに、映っていた個体以外にニゴイがいたかどうか）を判断することはできなかった。

総じて、コイとニゴイの間では、個体の行動として明瞭に現れるような種間相互作用は

確認できなかった。しかし、両種とも複数の個体が集まって小グループや大きな群れを形成することがあり、またどちらも砂泥底を主な採餌場所とすることから、湖内での遭遇頻度はある程度高いと想定される。一方の種の集団の近傍にいる他種の個体（コイの群れの近くにいるニゴイ／ニゴイの小グループの近くにいるコイ）が一時的に、自身と別の種の集団とともに行動している可能性も考えられ、今後、こういったゆるやかな関係性を示す観察例の増加も期待される。

4.5.3 同所的に出現するフナ類との関係

映像で確認できたフナ類は、ギンブナとゲンゴロウブナの2種であった。放流個体との遭遇時の行動をみると、ギンブナとゲンゴロウブナで大きく違いがあり、ギンブナは単独または少数の群れで砂泥底をつついて採餌していた一方、ゲンゴロウブナは大群で中層を泳ぎつつ口を開閉させ、プランクトンを採餌していた（図4.4）。この違いは遭遇時の放流個体自身の行動の違いとも対応しており、コイ自身が砂泥底で採餌をしている最中はギンブナとの遭遇が多くみられる一方、コイが表層から中層を遊泳している時にはゲンゴロウブナと遭遇することが多かった。両種ともコイに対して明確な反応は示さなかった。放流個体の行動については、ゲンゴロウブナの群れの中で方向転換をする様子が数例観察されたが、ある特定のフナ個体に対して反応したのではなく、たまたま群れの中にいる時に方向転換をただけであったと推察された。

なお、琵琶湖にはこの2種に加えてニゴロブナ *Carassius buergeri grandoculis* も生息するが、映像で明確にニゴロブナと判別できる個体はいなかった。本種は冬場、琵琶湖沖合の深層に分布するとされており、今回映像の得られた沿岸域の浅場とは大きく異なる環境・生息場を好むと考えられる。

5. 総合考察

琵琶湖産のコイを用いて琵琶湖北東部の沿岸域でおこなった行動調査により、本種が秋～冬季にかけて移動と滞在を繰り返しつつ、沿岸域に広がるさまざまな環境を広く利用していることが明らかとなった。特に、流入河川から供給される土砂が堆積して生み出される、内湖様のおだやかな水域と、流入河川の河口域およびその沖側に隣接する水域は、水温の低くエサの乏しいと思われる秋～冬季にかけて、本種が継続的あるいは間欠的に利用する重要な水域であると考えられる。加えて、コイ以外にも多種の魚類がこれらの水域に同所的に出現し、特にニゴイ、フナ類、ナマズ類といった在来かつ中・大型の種が頻繁に観察された。これらの生物にとっても、流入河川の影響を受けて形成された河口域ならびにその周辺水域は重要な生息地のひとつになっていると推察され、生物多様性保全の面でも貴重な水域であると考えられる。

本研究では、コイの水平的な移動を長期にわたって追跡するテレメトリ調査と、記録計を用いて水中映像を取得するバイオロギング調査を組み合わせることにより、本種の行動ならびに生態に関する多面的な定量および考察を試みた。一般に、水中で生活する魚類の生態は直接観察することが困難である。特に、国内最大の湖である琵琶湖はその広大さゆえ、陸地に近い水域での観察や、水産対象種に関する漁獲データ等、得られる情報に関す

る制約が大きく、希少な魚種の生態の全容を知ることは方法論を含めて大きな課題となっている。今回対象とした日本在来コイもまさに、国内ではほぼ琵琶湖にのみ残存する貴重な魚であり、その保全のためにも生態解明は急務である一方、行動に関してはほぼ未解明のままであった。本研究を通じて、人目の届きづらい沿岸域～沖合におけるかれらの行動の一端が明らかになったことで、よりきめ細かな生態調査が進むものと期待される。

琵琶湖では現在、今より水産業の盛んであった時代にみられたような「在来魚のにぎわい」を取り戻すことを目的として、様々な保全・再生策が講じられている。今回得られた「コイ目線の水中映像」には、琵琶湖で暮らす在来魚類の自然な姿・暮らしぶりが多数記録されており、それ自体が貴重なデータである。同時に、「実際にそこでくらす魚から見た、現在の琵琶湖」という捉え方をすれば、様々な施策で目指す理想像のひとつ、すなわち「あるべき・将来に残すべき琵琶湖の姿」の具体的なイメージとしても役立つものと考えられる。そこで、今回得られた水中映像が今後、何らかの形で活用されることを期待して、映像データの一部を下記の web サイトにて映像アーカイブスとして公開した。

「コイ目線のびわ湖映像アーカイブス」 <https://nies.go.jp/biwakoi/index.html>

これまでの取り組みを踏まえつつ、今後も在来コイの生態解明を目指し、一年を通じた行動の様子や、沿岸域を離れた沖合での他生物との関わりなどを明らかにしていきたい。

6. 引用文献

- 1) 細谷和海 (2005) 琵琶湖の淡水魚の回遊様式と内湖の役割、「内湖からのメッセージ (西野麻知子・浜端悦治編)」、サンライズ出版、pp. 118~123.
- 2) 馬淵浩司・瀬能宏・武島弘彦・中井克樹・西田睦 (2010) 琵琶湖におけるコイの日本在来 mtDNA ハプロタイプの分布、魚類学雑誌、No. 57、pp1~12.
- 3) Mabuchi, K., Senou, H., Suzuki, T., Nishida, M (2005): Discovery of an ancient lineage of *Cyprinus carpio* from Lake Biwa, central Japan, based on mtDNA sequence data, with reference to possible multiple origins of koi. *Journal of Fish Biology*, No. 66, pp. 1516-1528.
- 4) Mabuchi, K., Senou, H., Nishida, M (2008): Mitochondrial DNA analysis reveals cryptic large-scale invasion of non-native genotypes of common carp (*Cyprinus carpio*) in Japan. *Molecular Ecology*, No. 17, pp. 796-809.
- 5) Atsumi, K., Song, H. Y., Senou, H., Inoue, K., Mabuchi, K (2017): Morphological features of an endangered Japanese strain of *Cyprinus carpio*: reconstruction based on seven SNP markers. *Journal of Fish Biology*, No. 90, pp. 936-953.
- 6) Giraldeau, L. A., Caraco, T (2018): Social foraging theory. Princeton University Press, London, 361pp.



図 1.1 調査水域の地図.

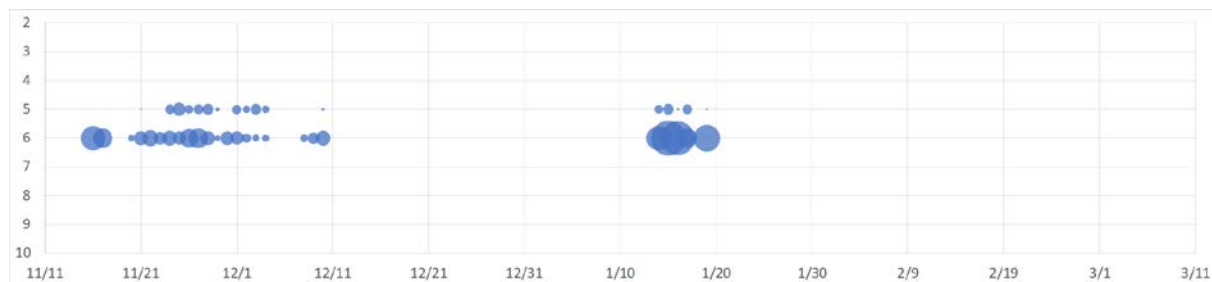
右の拡大図にて黄色の扇形で示した部分は各受信機設置地点におけるおよその受信可能範囲.



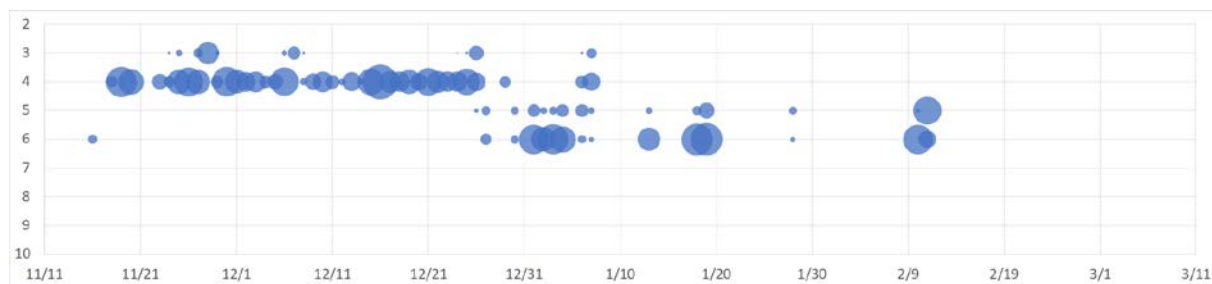
図 2.1 コイに行動・映像記録計を装着・放流し、回収するまでの手順.

(A) コイの背中に、行動・映像記録計および回収用の機器をまとめた浮力体パッケージを固定する。(B) 機器の装着後、水中で静置して麻酔から覚めるのを待つ。(C) コイを放流地点まで移送し、船べりから放流する。(D) 装置の切離し予定日に、湖面に浮上した浮力体パッケージからの電波信号を湖岸にて探索する。(E) 浮上地点まで船で向かい、回収する。

K1801



K1802



K1803

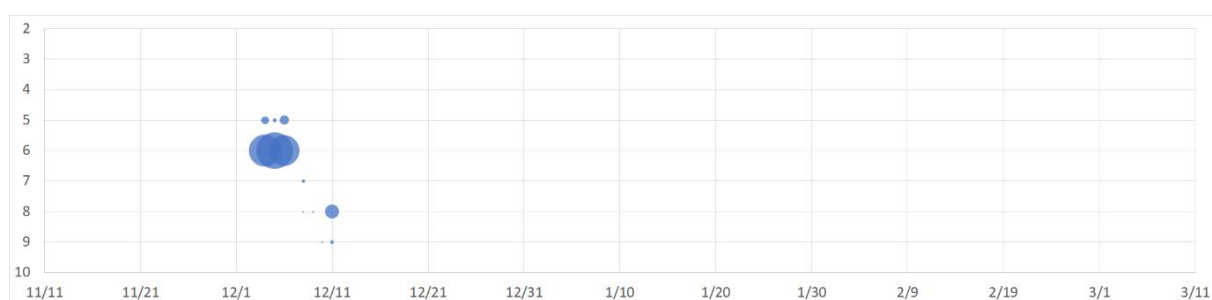
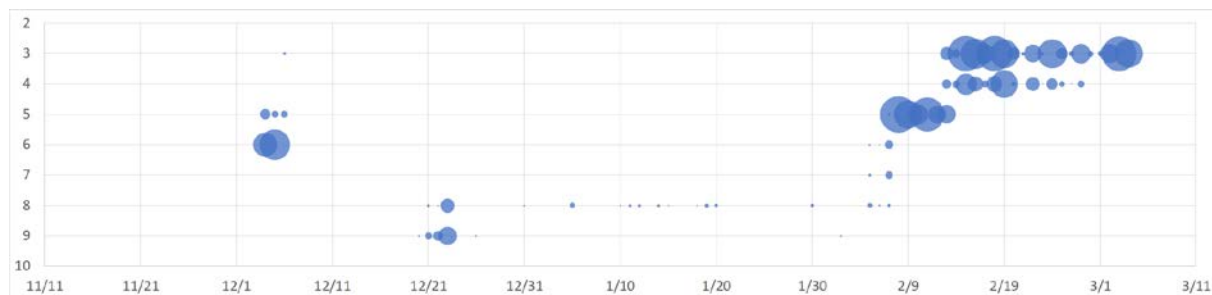


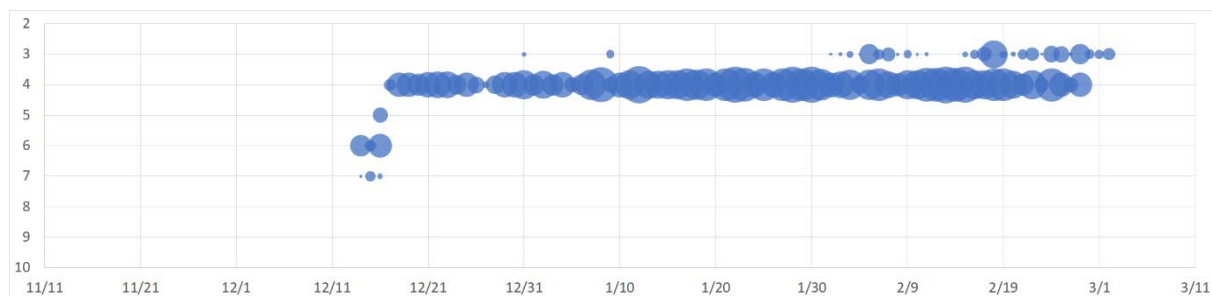
図 3.1 放流したコイの各受信機における検出状況 (1/2).

横軸は 2018 年 11 月以降の日付を表し、縦軸の番号 (3~9 の範囲) は各受信機設置地点の番号 (St. 3~St. 9、図 1.1 参照) と対応する。図中の青い丸は、各地点でその日に 1 回以上、個体が検出されたことを示す。青い丸の大きさは検出回数の相対的な多さを表す。

K1804



K1805



K1806

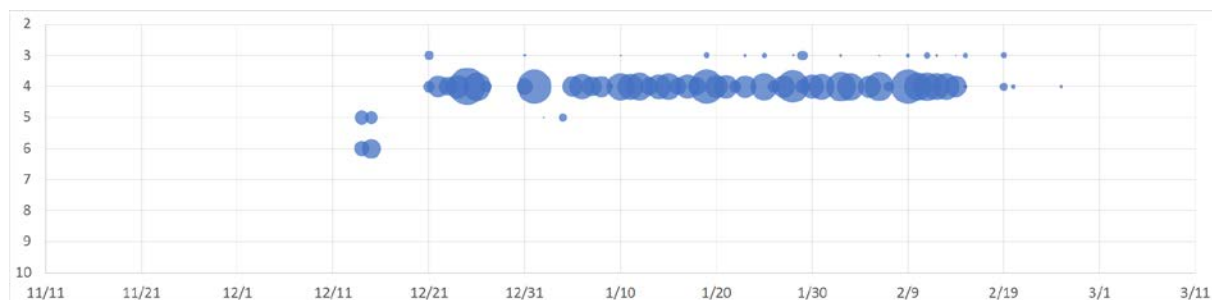


図 3.1 放流したそれぞれのコイの、各受信機設置地点における検出状況 (2/2).
横軸は 2018 年 11 月以降の日付を表し、縦軸の番号 (3~9 の範囲) は各受信機設置地点の番号 (St. 3~St. 9、図 1.1 参照) と対応する。図中の青い丸は、各地点でその日に 1 回以上、個体が検出されたことを示す。青い丸の大きさは検出回数の相対的な多さを表す。

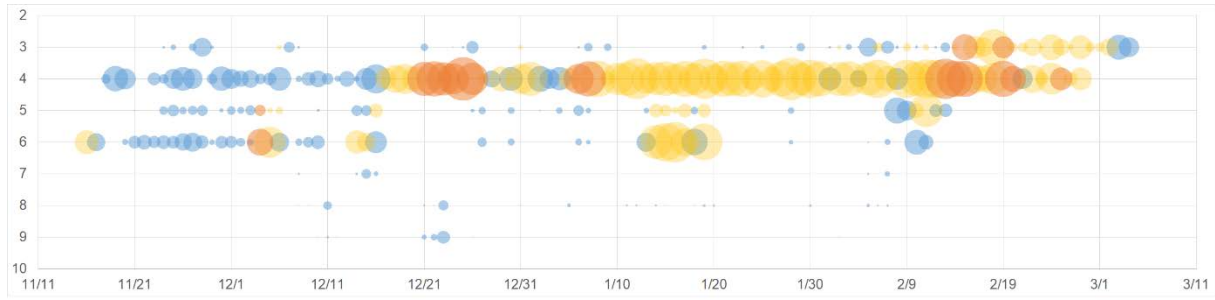


図 3.2 各受信機設置地点における、検出個体数および 1 日の検出回数の推移。
 横軸は 2018 年 11 月以降の日付を表し、縦軸の番号（3～9 の範囲）は各受信機設置地点の番号（St.3～St.9、図 1.1 参照）と対応する。図中の丸は、各地点でその日に 1 回以上、個体が検出されたことを示す。丸の色は検出個体数を表し、1 個体が青、2 個体が黄色、3 個体がオレンジ色で示されている。丸の大きさは検出回数の相対的な多さを表す。

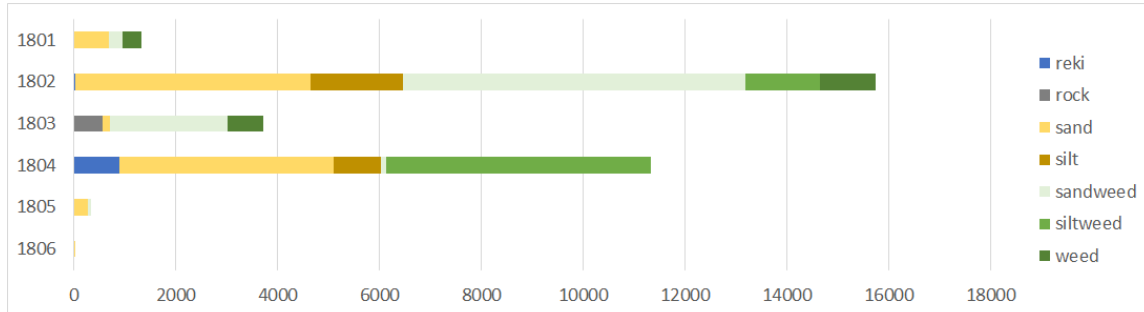


図 4.1 各個体の映像記録で確認された、異なる底質タイプごとのエサ探索時間。
 縦軸は各個体の番号を、横軸はエサ探索時間（秒）を示す。棒グラフの色は底質タイプを表しており、青（reki）：砂礫底、灰（rock）：岩、黄（sand）：砂底、茶（silt）：砂泥底、薄い緑（sandweed）：植生のある砂底、緑（siltweed）：植生のある砂泥底、濃い緑（weed）：植生の密集した群落を示す。

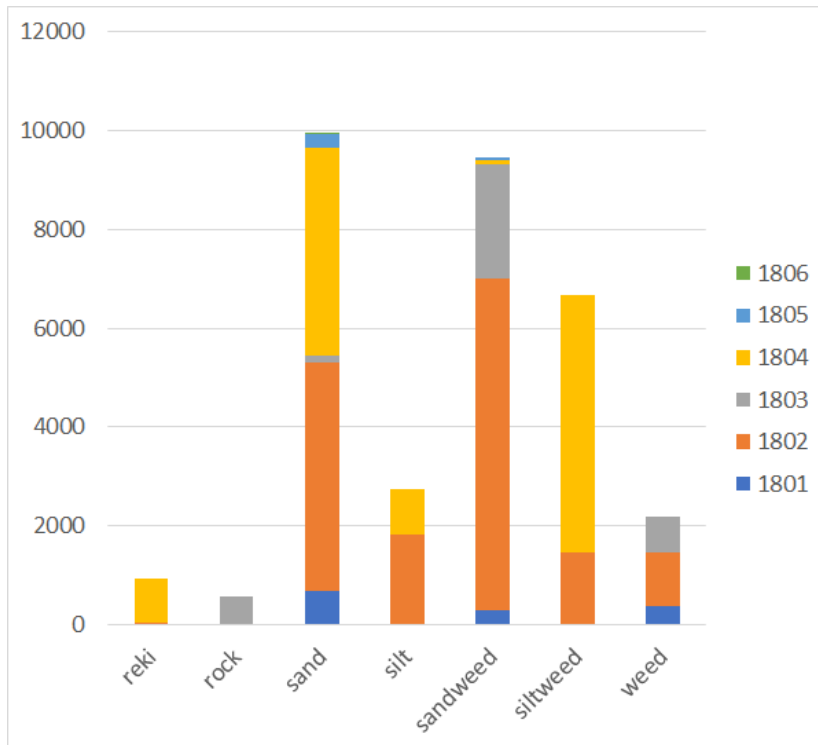


図 4.2 底質タイプごとのエサ探索時間.

縦軸は累計したエサ探索時間（秒）を、横軸は底質タイプを表す。reki：砂礫底、rock：岩、sand：砂底、silt：砂泥底、sandweed：植生のある砂底、siltweed：植生のある砂泥底、weed：植生の密集した群落を示す。棒グラフの色は個体を示す。

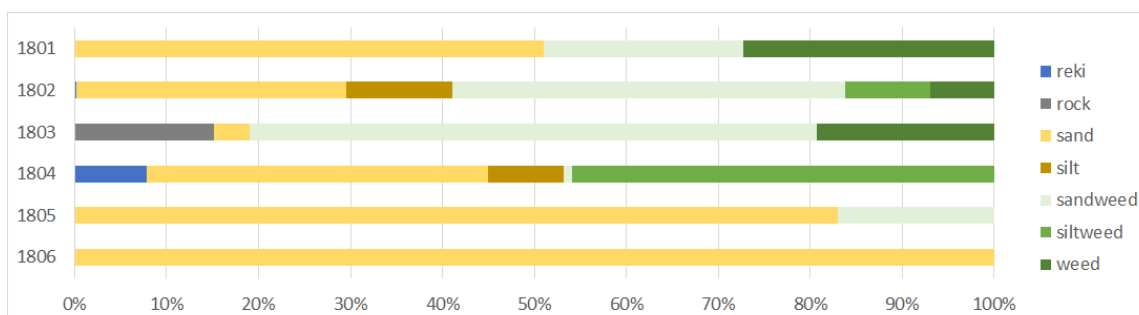


図 4.3 各個体の映像記録で確認された、異なる底質タイプごとのエサ探索時間の割合.

縦軸は各個体の番号を、横軸は総エサ探索時間に占める各底質タイプの割合を示す。棒グラフの色は底質タイプを表しており、青（reki）：砂礫底、灰（rock）：岩、黄（sand）：砂底、茶（silt）：砂泥底、薄い緑（sandweed）：植生のある砂底、緑（siltweed）：植生のある砂泥底、濃い緑（weed）：植生の密集した群落を示す。



コイ



ニゴイ



ギンブナ



ヨシノボリ属の1種



ゲンゴロウブナ



ナマズ属の1種



オオクチバス



ウキゴリ属の1種

図 4.4 放流個体の撮影した水中映像に記録された生物 (1/2).

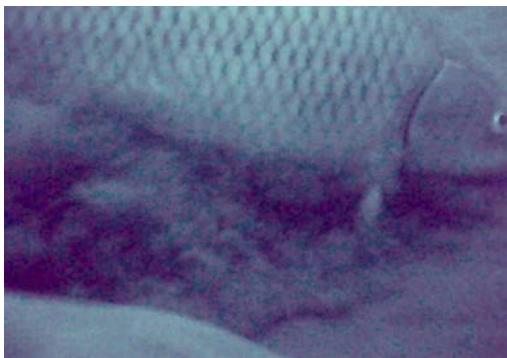


ブルーギル

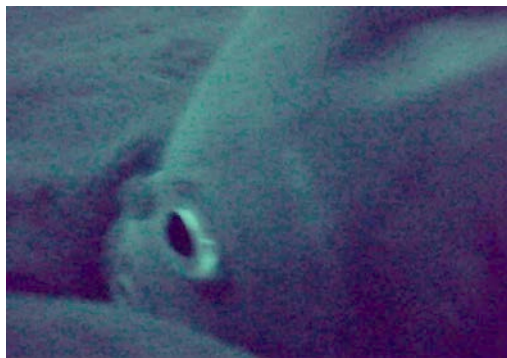


潜水性カモ類

図 4.4 放流個体の撮影した水中映像に記録された生物 (2/2).



砂煙をあげて摂餌するコイ



摂餌中の他個体と放流個体の接触

図 4.5 放流個体と同種他個体の同所的採餌の例.

(奥付)

- ・ 助成事業者紹介

吉田 誠

現職：国立環境研究所 生物・生態系環境研究センター

- ・ 共同研究者

馬淵 浩司

現職：国立環境研究所 生物・生態系環境研究センター

佐藤 克文

現職：東京大学大気海洋研究所

- ・ 本助成事業で作成した映像アーカイブス web サイト

「コイ目線のびわ湖アーカイブス」 <https://www.nies.go.jp/biwakoi/index.html>